Gayana 65(2): 119-128, 2001 ISSN 0717-652X

FILOGENIA DEL GENERO NEOTROPICAL *ZEUGMATOTHRIPS* (THYSANOPTERA: PHLAEOTHRIPIDAE)

PHYLOGENY OF THE NEOTROPICAL GENUS ZEUGMATOTHRIPS *(THYSANOPTERA: PHLAEOTHRIPIDAE)*

Axel P. Retana-Salazar[1] & Gerardo A. Soto-Rodríguez[2]

RESUMEN

Se presenta el análisis filogenético para 18 especies conocidas de *Zeugmatothrips*, usando el método del grupo externo. Cuando se incluyó al género *Cyphothrips* en el grupo interno, se obtuvieron novedosos resultados de un posible grupo no monofilético y nueve árboles con un c.i.= 0.594, h.i.=0.493, longitud=69 y un g=0.46 (p>0.01). El árbol de consenso estricto tiene un c.i. (Rohlf) =0.938. Las politomías se resolvieron utilizando el análisis de Dmáx (equiprobabilidad). Se repitió el análisis usando un ancestro hipotético, la longitud se incrementó pero el c.i. para el consenso fue similar.

Palabras claves: *Zeugmatothrips*, *Cyphothrips*, análisis filogenético, método grupo afuera, equiprobabilidad, ancestro hipotético.

ABSTRACT

This paper presents a phylogenetic analysis of the 18 known species of *Zeugmatothrips*. The analysis is rooted using the outgroup method. When the genus *Cyphothrips* was included in the ingroup, novelties results in a possible non-monophyletic group was obtained. Nine trees were obtained with c.i.= 0.594, h.i.=0.493, length=69 and g=0.46 (p>0.01). The strict consensus tree is has a c.i. (Rohlf) =0.938. The politomies was resolved using the Dmáx analysis. The analysis was repeated using an hypothetical ancestor, the length increase but the c.i. for the consensus was similar.

Keywords: *Zeugmatothrips*, *Cyphothrips*, phylogenetic analysis, outgroup method, hypothetical ancestor.

INTRODUCCION

La subfamilia Idolothripinae cuenta con 600 especies descritas (Mound & Palmer 1983). Sin embargo, muchos de los géneros cuentan con pocas especies, ésto nos lleva a la pregunta de si en realidad estos géneros corresponden o no a unidades biológicas. La subtribu Hystricothripina no resulta ser la excepción y de los 13 géneros que la constituyen solamente dos tienen más de tres especies descritas, *Actinothrips* con 12 y *Zeugmatothrips* con 18 (Mound & Palmer 1986; Soto-Rodríguez & Retana-Salazar, en prensa).

Las especies de *Anactinothrips* han sido pobremente descritas y, según algunos autores, debido a su variación estructural dentro de la población como entre poblaciones existen fuertes dudas de su validez. Muchas de esas especies pueden ser sinónimas, tal como lo postulan Mound & Palmer (1986). Estos mismos autores señalan que en el género *Zeugmatothrips* las especies parecen estar bien definidas, a pesar de que se han descrito en publicaciones prácticamente independientes cada una de ellas a lo largo de casi medio siglo (Soto-Rodríguez & Retana-Salazar 2001, en prensa).

El hallazgo reciente de dos nuevas especies de *Zeugmatothrips* en Costa Rica motivó retomar la

[1]Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Apartado 2060, San José, Costa Rica. E-mail: apretana@cariari.ucr.ac.cr
[2]Museo de Insectos, Universidad de Costa Rica, Apartado 2060, San Pedro, Costa Rica. E-mail: gsotor2@yahoo.com

revisión de literatura tanto de este género como de géneros cercanos, y la elaboración del presente trabajo referente a la filogenia de las especies del grupo, debido a la panbiogeografía del grupo (Morrone & Crisci 1995).

Biología de *Zeugmatothrips*: En *Zeugmatothrips* es prácticamente imposible obtener recolectas numerosas e inclusive, las especies más comunes como *Z. priesneri* son halladas de espécimen en espécimen en material vegetal muerto. En el género 15 especies son aladas (macrópteras) en tanto que sólo tres son ápteras o micrópteras (*bennetti*, *pallidulus* y *gerardoi*) y posiblemente carecen de buena movilidad como sucede con la mayoría de los thrips. Según algunos autores, es posible que se presente cópula durante el estado de "pupa" como sucede con algunos thrips europeos. Se hipotetiza que este comportamiento junto con la poca movilidad y la estructura difusa de la población pueden estar relacionados con el patrón de especies con ámbitos pequeños de *Zeugmatothrips*, lo que contrasta con otros thrips (Bournier 1956; Kiester & Strates 1984; Mound & Palmer 1986).

MATERIALES Y METODOS

Para el presente estudio se utilizó el programa PAUP 3.1.1. en la opción heurístico, se aplicó luego el análisis de consenso estricto y el método de equiprobabilidad propuesto por Brooks & Wiley (1987) fue aplicado a las tipologías obtenidas y con base en el resultado de mayor equiprobabilidad se eligieron los arreglos filogenéticos más afines . Se aplicó luego la opción de peso de caracteres excluyendo los caracteres no informativos, el cual se repitió hasta que los pesos estuvieran estables (sólo fue necesario una vez el uso de este método) y el resultado topológico del mismo. Inicialmente se le dio a todos los caracteres igual peso y se ordenaron utilizando las especies del género *Azeugmatothrips* como grupo externo. Se incluyó en el análisis la única especie del género *Cyphothrips*, debido a que ésta es muy similar a las especies de *Zeugmatothrips* y su única diferencia de peso es el dimorfismo sexual que presenta y los cilios accesorios, que son convergentes en muchos grupos. Se consideraron los estados multiestado como polimorfismos de las especies.

Estado de los caracteres (Tabla I en la sgte. página): Se utilizaron 20 caracteres para el análisis. Uno de ellos la biogeografía, interpretando las distribuciones bajo la "regla de sucesión" (Hennig 1966; Ashlock 1974; Wiley 1981) con lo cual se ordenaron las distribuciones. El resto son caracteres morfológicos referentes a setas, pelta, forma de la cabeza y quetotaxia de las principales setas de la cabeza. Los únicos caracteres que se consideraron desordenados en el análisis fueron los referentes a los patrones de coloración de las antenas y patas. En este trabajo como en anteriores, se evidencia que los caracteres que los taxónomos han tomado como de importancia filogenética por no mostrar convergencias, como por ejemplo la pelta (Mound & Palmer 1986) también evidencian patrones homoplásicos, por lo que una inferencia filogenética fundamentada en estos caracteres sin el respectivo análisis es muy riesgosa. Otros caracteres que supuestamente no tienen importancia taxonómica por su simpleza, podrían ser mejores indicadores de los linajes (como también sucede con las especies del género *Exophthalmothrips*) (Retana-Salazar 1998).

Biogeografía (característica 1 de la matriz): Se tomaron en cuenta las diversas áreas en donde aparecen estos thrips y asumiendo que su centro de origen y dispersión es Sudamérica, se tomó ésta área como el estado plesiomórfico, seguido por Trinidad que se halla cercana a Sudamérica, pasando luego a Centroamérica y por último a Norteamérica, donde se encuentra la especie *hispidus*, oriunda de México.
Ornamentación de la cabeza (característica 14): A pesar de que Mound & Palmer (1986) consideran que es poco probable polarizar esta característica, se observa que la reticulación se presenta en las especies escogidas como grupo externo. Por lo que se ha considerado la reticulación como el estado plesiomórfico de la característica. Forma de la cabeza (característica 13): Característica cuyo uso Mound ha criticado en varios grupos (Palmer & Mound 1985; Mound & Palmer 1986). Sin embargo, la revalida tácitamente en su último trabajo monográfico y descriptivo de los thrips de Centro y Sudamérica (Mound & Marullo 1996). En este grupo parece ser que la cabeza subigual en longitud y ancho es la característica plesiomórfica, en tanto que la cabeza larga es el estado apomórfico.
Pterotórax (característica 19): Se ha considerado el desarrollo de las alas, característica que no se había tomado en cuenta antes. Se considera plesiomórfico, la presencia de alas bien desarrolladas.

Tabla I. Matriz de características para las especies del génro *Zeugmatothrips, Cyphothrips y Azeugmatothrips* (grupo externo). Se consideran las características 15-16 como desordenadas, todas con igual peso (0=plesiomorfía, los demás números se consideran apomorfías)

Table I. Matrix of characteristics for species of genera *Zeugmatothrips, Cyphothrips* and *Azeugmatothrips.*

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	Cyphothrips dorsalis	0	?	?	?	0	1	0	0	?	1	2	2	1	0	?	?	0	1	0	1
2	Zeugmatothr ips mumbaca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1
3	Zannulipes	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1
4	Z.badiicornis	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	2	0	1	0	1
5	Z.badiipes	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
6	Z.femoralis	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	4	0	0	0	1
7	Z.niger	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1
8	Z.priesneri	1/2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	2	0	0	0	1
9	Z.bispinosus	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	4	0	1	0	1
10	Z.bennetti	0/1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	3	0	0	1	1
11	Z.hoodi	2	1	0/1	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	5	0	0	0	1
12	Z.hispidus	3	1	1	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1
13	Z.gracilis	0/1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	3	8	0	1	0	1
14	Z.cinctus	0	1	0/1	0/1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	0	0	1	0	1
15	Z.borgmeieri	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	4	3	0	1	0	1
16	Z.pallidulus	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	3	8	0	1	1	1
17	Z.peltatus	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	3	6	0	1	0	1
18	Z.verae	2	0	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	4	7	1	0	0	1
19	Z.gerardoi	2	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	5	4	0	1	1	1
20	Azeugmatothr ips obrieni	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0
21	A.rectus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	0	0

Quetotaxia de la cabeza (características 7, 8 y 20): Se involucran dos características: la longitud de las setas, donde parece ser que la condición plesiomórfica es "setas dorsales medias y postoculares cortas" (Mound & Palmer 1986); y la posición de las mismas, donde "setas separadas ampliamente entre sí" sería el estado plesiomórfico.

Quetotaxia de las antenas (características 10, 11 y 12): Aunque algunos autores indican que puede haber variaciones intraespecíficas en este carácter, los especímenes de las especies *gerardoi* y *verae*, recolectados en Costa Rica en diversas localidades, indican que este carácter es estable. Por esta razón, se ha considerado como plesiomórfico las setas mayores múltiples, en tanto que las setas menores y las individuales se han considerado apomorfías. Conos sensoriales de las antenas (característica 9): Se presentan dos o cuatro en los segmentos III-IV de las antenas. Se considera plesiomórfico la presencia de cuatro de ellos (Mound & Palmer 1986). Pelta (Tergito abdominal I) (características 5, 6 y 18): Este tergito está reducido en tamaño en Phlaeothripidae, por lo que se conoce como pelta. La comparación con el grupo externo indica que la presencia de una pelta amplia y con dos pares de setas es un estado plesiomórfico. Igualmente, se considera plesiomórfico una pelta entera o dividida bien desarrollada. Se considera a la pelta entera como plesiomórfica ante la pelta dividida (Mound & Palmer 1986).

Setas de los tergos (características 2, 3 y 4): Mound & Palmer (1986) consideran a estas setas como un conjunto de tres plesiomórfica la combinación 2.2.3 y apomórfica la combinación 1.1.2. Sin embargo, no se conoce de un origen conjunto de estas setas, por lo que es mejor considerarlas por separado en cada tergo, aunque manteniendo la polaridad establecida con respecto al grupo externo, así 2 es plesiomórfico a 1 y 3 a 2.

Color de las antenas y las patas (características 15 y 16): Se manifiestan varios patrones de coloración de estas estructuras, los cuales varían casi de especie a especie. Por esta razón se ha tomado en cuenta pero se han manejado como caracteres desordenados en vista de la imposibilidad de establecer una polarización clara de los mismos.

Modificación del abdomen (característica 17): Se presenta habitualmente en las especies de *Zeugmatothrips* los segmentos abdominales de lados paralelos y continuos; mientras que únicamente la especie *verae* muestra una discontinuidad a partir del segmento VI, por lo que se tomó esta última condición como la apomorfía.

RESULTADOS Y DISCUSION

Análisis de caracteres: Como lo exponen Gauld & Mound (1982) y Mound (1994), Thysanoptera es un grupo altamente homoplásico donde es particularmente sencillo encontrar caracteres convergentes y reversos. Los paralelismos parecen ser menos frecuentes. Sin embargo, un ejemplo de esto último puede ser el de las especies del género *Elaphrothrips* en América del Sur, ya que éstas son muy diferentes de las que existen en el resto de América del Norte y América Central, esto aún no se ha comprobado y es necesario hacer estudios profundos de filogenia para determinarlo.

Por otra parte, es fácil encontrar ejemplos de características convergentes dentro del grupo, esto es particularmente fácil en el grupo Tubulifera. Un ejemplo claro de ello son los linajes separados en los que se halla convergencia en el número y forma de los conos sensoriales de los segmentos III-IV de la antena. Igualmente, son convergentes las características de ornamentación de numerosos géneros. Así por ejemplo, son muy similares las ornamentaciones del género *Zeugmatothrips* y la mayoría de los géneros de Glyptothripini. Esta es una de las razones por las cuales es posible que los géneros de esta última subtribu estén mal definidos, tal es el caso de *Orthothrips* y *Eschatothrips*, los cuales parecen ser el mismo género (Mound 1977).

Las características de *Zeugmatothrips* muestran un patrón de alta homoplasia, como en la mayoría de los casos de Phlaeothripidae. De las 20 características escogidas, 10 presentan un patrón de convergencia, dos de ellas son reversas y dos corren como desordenadas.

A pesar de esto, las características mantienen consistencia y aunque fueron analizadas como homoplasias fuertes (MacClade 3.1), justifican el agrupamiento de especies dentro del género. Por ejemplo, la característica 5 mantiene consistentemente al grupo de especies *cinctus, borgmeieri, peltatus, gracilis* y *pallidulus*; esta característica reaparece en otra sección del cladograma uniendo a las especies *hispidus* y *gerardoi*, algo similar sucede con la característica 9 que reúne a las especies *dorsalis, cinctus, borgmeieri, peltatus, gracilis, pallidulus* y

bennetti, donde esta última especie parece no estar muy emparentada con las demás, esta misma característica reaparece en el grupo de especies *gerardoi*, *hispidus*, *hoodi*, *verae*, *priesneri* y *bispinosus*. Esto se repite con las características 1, 2, 3, 4, 7, 10, 11, 12, 18 y 19, lo que justifica un valor alto en el h.i., y en el r.i., mientras que se manifiesta en una reducción del c.i.

Supuestos planteados por Mound & Palmer (1986): Estos autores establecen que la evolución de este género debe haber involucrado un evento de especiación temprana que las dividió en dos grupos: el grupo *priesneri* y el grupo *cinctus*, el primero predominantemente del norte y el segundo del sur. Dentro del grupo norte se distingue una vicariante formada por las especies (*mumbaca* (*bennetti* + *hoodi*) (*bispinosus* + *priesneri*)). Otros eventos pueden estar más localizados, como el de las tres especies peruanas ((*annulipes*+*badiipes*+ *badiicornis*)(*niger*+ *femoralis*)), *gracilis* del norte de Brasil debe ser la especie hermana de las del sur de Brasil (*gracilis* (*pallidulus*+*peltatus*)) e *hispidus* de México debe ser la especie hermana de las restantes especies. Estas hipótesis fueron lanzadas sin un análisis cladístico, por lo que en este trabajo se someterán a prueba.

Análisis filogenético: Se realizó para las especies incluidas en los géneros *Azeugmatothrips*, *Zeugmatothrips* y *Cyphothrips*, se obtuvo como resultado que la posición de *Cyphothrips dorsalis* era dudosa como grupo externo, lo que podría enturbiar el análisis de una matriz que de por sí es complicada por la cantidad de homoplasias. Se determinó que de los 20 caracteres utilizados en el análisis, 10 de ellos muestran comportamiento homoplásico a lo largo de la topología descrita.

La posición incierta de *Cyphothrips dorsalis* obliga a considerarlo dentro del grupo de estudio y se determinó como grupo externo al género *Azeugmatothrips*, el cual se mantiene en una posición externa a las especies de *Zeugmatothrips*, sobre todo por las características de la pelta. Como lo señalan Mound & Palmer (1986), éstas parecen ser las características más consistentes dentro de este grupo para la separación de taxones. En especial, la quetotaxia de esta estructura parece no converger con facilidad en este grupo de especies.

Al analizar la matriz bajo la restricción de los supuestos de Mound & Palmer (1986), se obtienen 2.340 árboles igualmente posibles con una longitud = 81, c.i.= 0.506, h.i.= 0.568. El consenso (Fig. 1) de los 2.340 arreglos da por resultado una politomía total del grupo (c.i. (Rohlf)= 0.262), en la cual se agrupan en forma politómica también los grupos establecidos bajo la restricción. Esto parece indicar que la inferencia acerca de la evolución y especiación de este género debe hacerse con mayor cuidado, ya que puede guiarnos hacia errores de interpretación filogenética, que pueden tener repercusiones tanto en la clasificación como en el estudio de sus especies.

Zeugmatothrips mumbaca, un problema de clasificación: En la literatura se cita una especie particularmente singular dentro del género *Zeugmatothrips*: la especie *mumbaca* de Brasil descrita por Hood. La referencia de esta especie es solamente la serie tipo constituida por nueve hembras y siete machos. Como lo señalan Mound & Palmer (1986), esta especie es particular debido a la estructura y quetotaxia de la pelta, además de la estructura de la cabeza y la quetotaxia de la misma. La especie *mumbaca* constituye un linaje separado del resto de las especies de *Zeugmatothrips* y con la presencia de caracteres plesiomórficos con respecto al resto de las especies del género. Posiblemente, el haber mantenido esta especie dentro del género ha obligado a una definición genérica ambigua que se traduce en poder separar los géneros *Zeugmatothrips* y *Azeugmatothrips* solamente por la presencia o ausencia de tres o cuatro pelos accesorios en las alas. Esta característica, si bien es válida desde el punto de vista taxonómico, es peligrosa desde el punto de vista filogenético, ya que es de oficio conocido que los pelos accesorios son de las características más variables y de las que presentan mayor facilidad de reversión y convergencia dentro de todos los Phlaeothripidae (Johansen 1982; Mound & Marullo 1996). Esto se ve empeorado al encontrar dentro de *Zeugmatothrips* especies ápteras o de alas reducidas (*bennetti* y *gerardoi*).

Parece ser que para seguir un orden lógico en la clasificación tendiente a que ésta se apegue más a la filogenia y conserve menos dudas, sería considerar a la especie *mumbaca* en un género aparte y monotípico que manifiesta una posición intermedia entre los caracteres que definen con claridad a los géneros *Azeugmatothrips* y *Zeugmatothrips*.

Otra posible solución igualmente útil será considerar a los géneros *Azeugmatothrips* y *Zeugmatothrips* como uno solo, dividido en tres

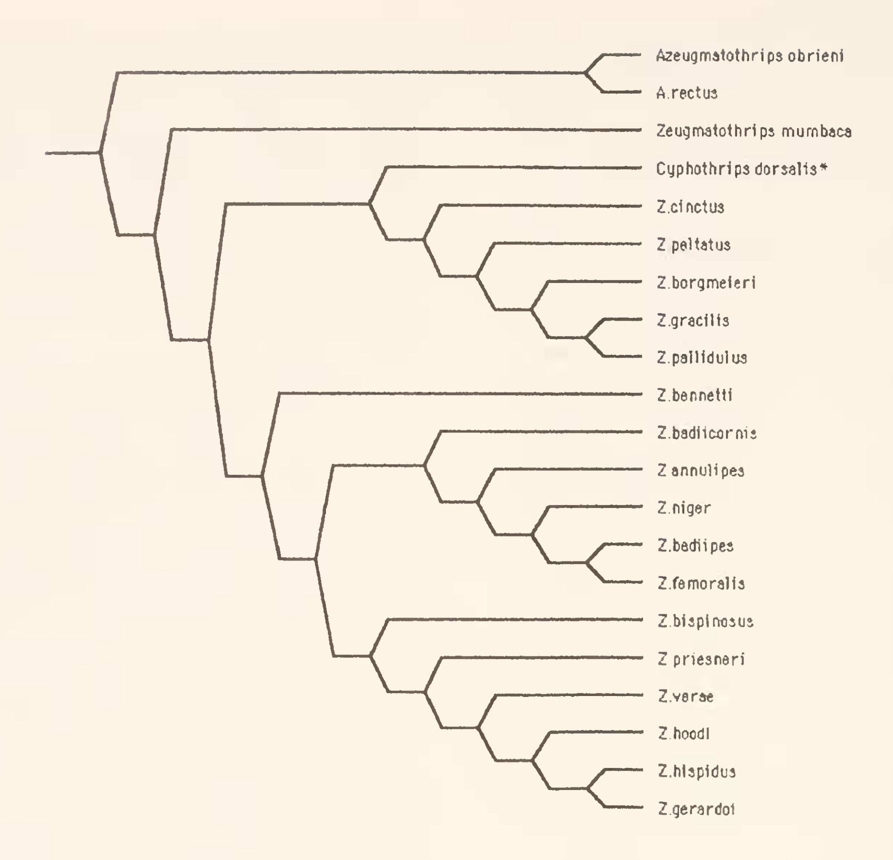


Figura 1. Arbol de mayor parsimonia resuelto mediante el análisis de Dmáx (equiprobabilidad) (Brooks & Wiley 1987).

Figure 1. Parsimonious tree with the Dmax/analysis (Brooks & Wiley, 1987)

subgéneros *Zeugmatothrips* (*Azeugmatothrips*) con dos especies conocidas, *Zeugmatothrips* (*mumbaca*) con una única especie y *Zeugmatothrips* (*Zeugmatothrips*) con 17 especies conocidas.

Cyphothrips dorsalis, una falsedad taxonómica y filogenética: Es interesante que Mound & Palmer (1983, 1986) no consideren a este género entre los parientes cercanos de *Zeugmatothrips*, ya que si se analizan las características que estos mismos autores proponen para emparentar a *Saurothrips*, *Azeugmatothrips* y *Zeugmatothrips* son compartidas por *Cyphothrips dorsalis*, como se evidencia en el trabajo presentado por Mound & Marullo (1996). Lo lamentable de estos extensos trabajos es que al ser puramente taxonómicos, lo único que priva es el criterio subjetivo de los autores, en cuanto a la definición de taxones.

Por razones expuestas con anterioridad se consideró a *Cyphothrips dorsalis* como una especie de ubicación ambigua entre las especies investigadas, por lo que se incluyó dentro del grupo de estudio. Esta se muestra cercanamente emparentada con el grupo de especies *cinctus-borgmeieri-peltatus-gracilis-pallidulus*. La pregunta es, qué ha hecho que los taxónomos mantengan esta especie como un género separado. Al parecer, la única justificación al respecto parece ser la presencia de dimorfismo sexual, que se manifiesta en los machos con la presencia de dos lóbulos torácicos, que son característicos de muchas especies en otros géneros y que no han sido separados por estas razones.

En consecuencia, mantener a esta especie fuera del género *Zeugmatothrips* es equivalente a mantener a las aves fuera de los reptiles, es decir, una excelente forma de conservar una clasificación artificial, muy a gusto de los taxónomos y posiblemente muy alejada de la realidad filogenética del grupo.

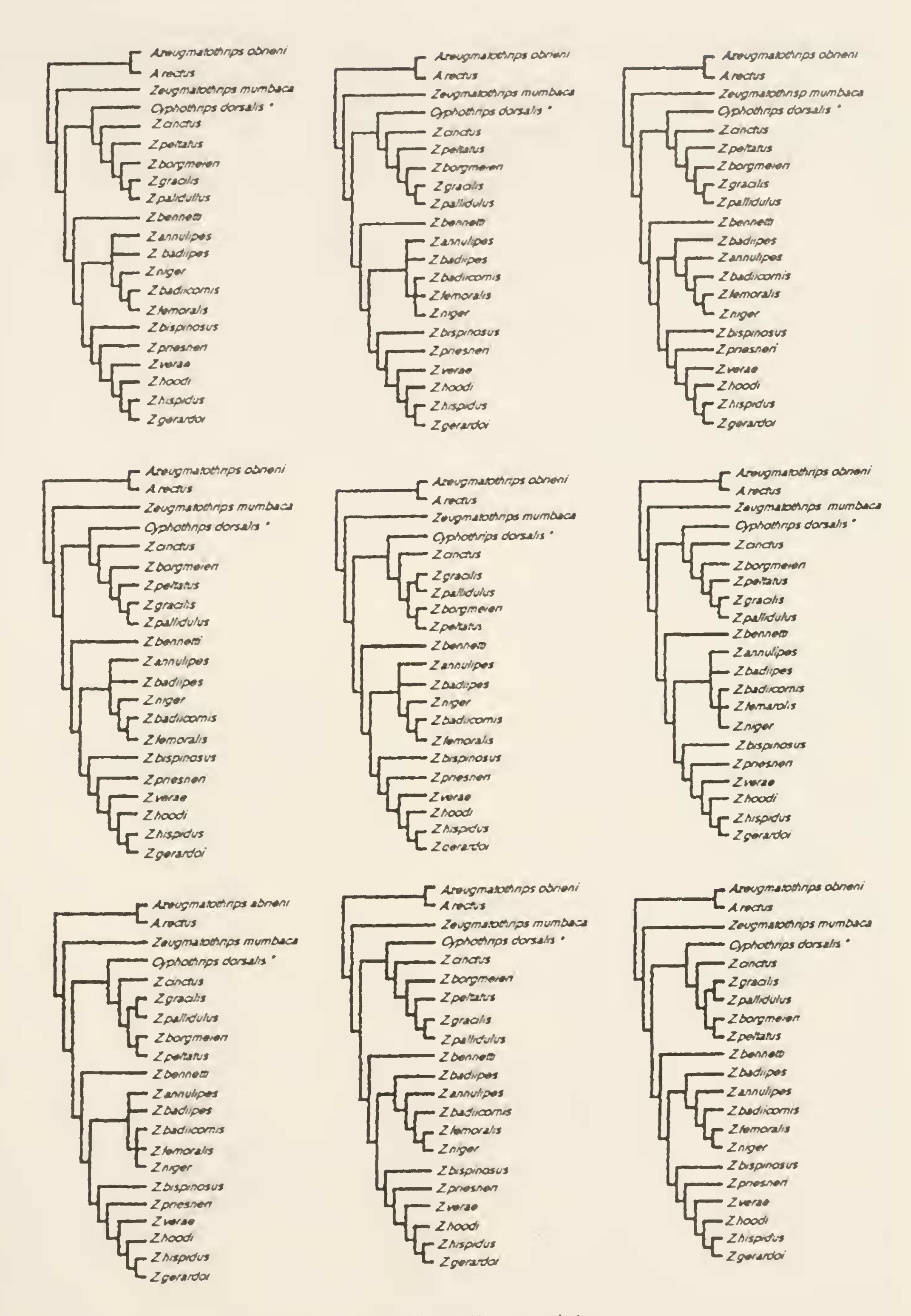


FIGURA 2. Aboles obtenidos en el análisis de las especies de *Zeugmatothrips*.

Figure 2. Trees obtained from analysis of species of zeugmatothrips.

El punto más discutible de esta observación es la ausencia de algunos caracteres para *Cyphothrips* en la matriz, sin embargo, si se observa con detenimiento, los caracteres que faltan son los concernientes a las setas tergales que Mound & Palmer (1986) apuntan como posiblemente reversos (homoplásicos), lo cual evidencia como real en este análisis, por lo que poco podría estimarse su presencia para definir grupos desde el punto de vista filogenético, luego la ausencia de caracteres de coloración corporal y de las patas, caracteres que deben correrse en forma desordenada debido a la imposibilidad de polarización confiable de los mismos, por lo tanto tampoco parecen ser caracteres muy informativos.

El único carácter importante que parece estarse perdiendo es el de los conos sensoriales de la antena que, aunque dentro del grupo genérico parecen sostenerse, muestran un curioso comportamiento convergente (homoplásico) dentro del análisis, con lo que se puede asegurar con cierto grado de certeza que estos caracteres no están alterando la interpretación filogenética de esta especie.

***Zeugmatothrips*, grupos internos:** Se obtienen nueve árboles de longitud 69, c.i.= 0.594, h.i.= 0.493 y g= -0.46 (p>0.01). Estos arreglos determinan que la especie *mumbaca* se mantiene como un linaje aparte en todos los casos (Fig. 2), mientras que *C. dorsalis* permanece dentro del género *Zeugmatothrips*, evidenciando una parafilia en la clasificación genérica. Por su parte, el análisis de consenso estricto (fig. 3) manifiesta falta de resolución sólo para las especies *borgmeieri, peltatus, annulipes, badiipes, badiicornis, niger* y *femoralis*, para un 36.8% de no resolución contra un 63.2% de resolución para las restantes especies. Los estadísticos del consenso muestran un c.i. (Rohlf)= 0.938.

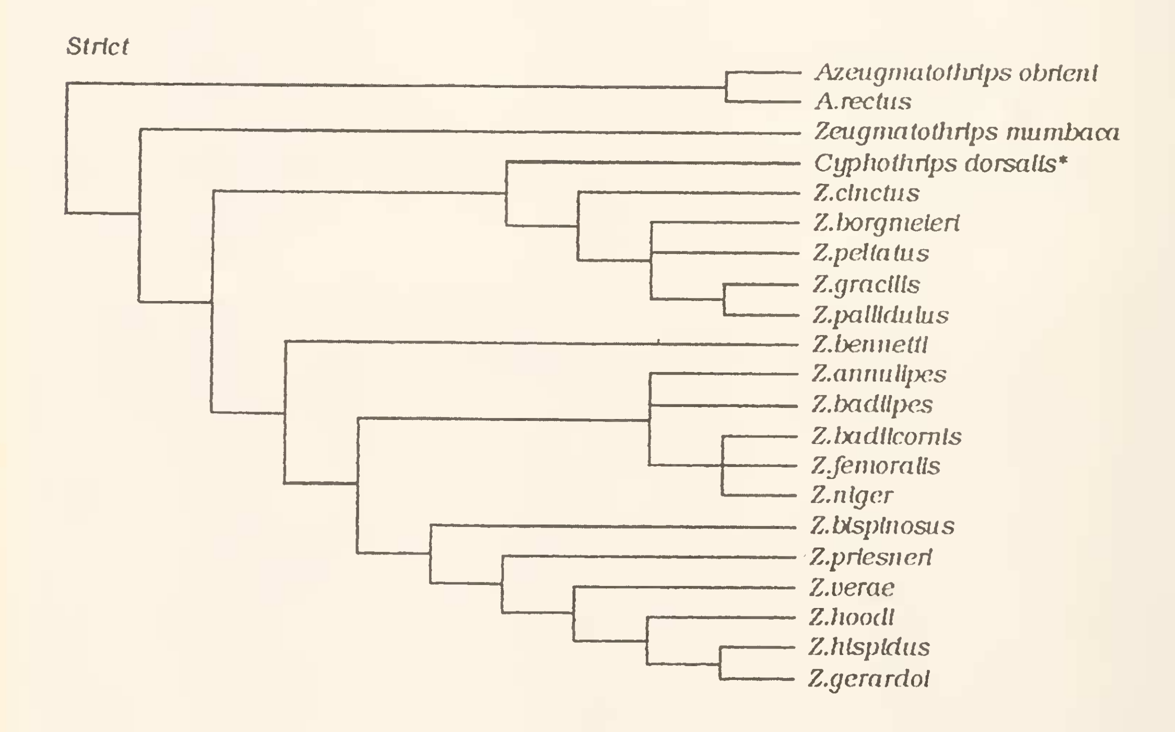


Figura 3. Arbol de consenso estricto de nueve arreglos obtenidos.

Figure 3. Strict consensus of 9 equally parsimonious trees obtained.

Hay grupos definidos dentro de *Zeugmatothrips*, el primero es el constituido por las especies *(dorsalis, (cinctus, (borgmeieri+peltatus, (gracilis, pallidulus))))* donde *borgmeieri* y *peltatus* resultan politómicas al efectuar el análisis de consenso estricto, debido a que la posición de estas especies no queda bien resuelta en el análisis inicial. El análisis de Dmáx (Brooks & Wiley, 1987) demuestra que esta politomía se soluciona quedando de la siguiente forma *(borgmeieri,(peltatus,(gracilis, pallidulus)))*. La inclusión de la especie *dorsalis* en este grupo es indicativo de que la existencia del género *Cyphothrips* es tan solo una mala interpretación de los caracteres morfológicos, siendo al parecer una descripción genérica totalmente tipológica.

Por su parte, la especie *bennetti* se manifiesta como la especie hermana de dos grupos bien definidos en el consenso estricto y que tiene una parición conjunta del 100% utilizando el consenso de "majority rule consensus". El primero de estos grupos está constituido por las especies *(annulipes + badiipes, (badiicornis + femoralis + niger))*, éste es el grupo de especies que manifiesta mayor problema de resolución, ya que no se resuelven las especies *annulipes* y *badiipes*, como tampoco la tricotomía *badiicornis + niger + femoralis*. El análisis de determinación de la Dmáx demostró que la forma más parsimoniosa de resolución de estos grupos es la siguiente *(badiipes (annulipes (niger (badiicornis femoralis))))*.

El grupo restante está perfectamente definido y está constituido por las especies *(bispinosus, (priesneri, (verae, (hoodi, (hispidus, gerardoi)))))*. Lo más notable en este grupo de especies es que la especie *hispidus* es hermana de la nueva especie *gerardoi*, ambas muy emparentadas con *hoodi*. Esto contraviene la suposición de Mound & Palmer (1986) con respecto al parentesco de esta especie con *gracilis* de Brasil, esto parecía extraño por la separación geográfica; sin embargo, la única forma de estar seguros de esto es mediante un análisis riguroso que en este caso demuestra que, como era fácil de suponer, la especie del norte estaría mayormente emparentada con aquellas del istmo centroamericano que con las de Brasil.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Julián Monge-Nájera, William G. Eberhard y Paul Hanson de la Escuela de Biología, por los comentarios y sugerencias al manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

Ashlock, P.D. 1974. The uses of cladistics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:81-99.

Bournier, A. 1956. Contribution á letude de la parthenogeneses des Thysanopteres et sa cytologie. Arch. Zool. Exp. Gen. 93:219-317.

Brooks, D.R. & E.O. Wiley. 1987. Evolution and Entropy. Wiley and Sons Publication. USA. p. 325.

Gauld, I.D. & L.A. Mound. 1982. Homoplasy and the delineation of holophyletic genera in some insect groups. Syst. Entom. 7:73-86.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press. Urbana.

Johansen, R.M. 1982. El género *Elaphrothrips* Buffa, 1909 (Thysanoptera: Phlaeothripidae) en el continente americano; su sistemática, evolución, biogeografía, ecología y biología. Monogr. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Nº. 1:1-267.

Kiester, A.R. & E. Strates. 1984. Social behaviour in a thrips from Panama. J. Nat. Hist. 18:303-314.

Morrone, J.J. & J.V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. Annu. Rev. Ecol. Syst. 26:373-401.

Mound. L.A. 1977. Species diversity and the systematics of some New World leaf litter Thysanoptera (Phlaeothripinae: Glyptothripini). Syst. Ent. 2:225-244.

Mound. L.A. 1994. Homoplasy and the systematics of phlaeothripine Thysanoptera, with a new short-tubed Australian Urothripinae. CFS 178:21-25.

Mound, LA. & J.M. Palmer. 1983. The generic and tribal classification of spore-feeding Thysanoptera (Phlaeothripidae: Idolothripinae). Bull. Br. Mus. Nat. Hist. 46(1):1-174.

Mound, LA. & J.M. Palmer. 1986. Patterns of speciation in Neotropical spore-feeding thrips of the genus *Zeugmatothrips* (Insecta, Thysanoptera, Phlaeothripidae). Amazoniana 9 (4):581-594.

Mound, L.A. & R. Marullo. 1996. The thrips of Central and South America: An Introduction (Insecta: Thysanoptera) Mem. Entomol. 487 p.

Palmer, J.M. & L.A. Mound. 1985. New World Thripidae (Thysanoptera) with nine-segmented antennae. Zool. J. Linn. Soc. 84:181-194.

Retana-Salazar, A.P. 1998. Una visión filogenética de *Frankliniella* (Thysanoptera: Thripidae). Rev. Biol. Trop. 46(2):397-406.

Soto-Rodríguez, G.A. & A.P. Retana-Salazar. 2001. Two new *Zeugmatothrips* Priesner, 1925 (Phlaeothripidae: Idolothripinae) in Costa Rica and key for the species. Studies on Neotropical Fauna and Environment 36: in press.

Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetics Systematics. Wiley-Interscience. New York.

Fecha de recepción: 20.04.00
Fecha de aceptación: 05.09.01